

第5章 総合考察

クロウメモドキ科およびグミ科植物を精子・さび孢子世代宿主とし、イネ科植物を夏孢子・冬孢子世代宿主とする異種完生型のさび菌である *P. coronata* complex の分類学的措置に関しては様々な論議がなされてきた。本研究では、日本産冠さび病菌 *P. coronata* complex の分類学的再検討を目的とし、接種試験により精子・さび孢子世代宿主を明らかにし生活史の確認を行うと共に、生活史における連続性の証明された精子・さび孢子世代および夏孢子・冬孢子世代の形態について詳細な比較検討を行った。そして、最も明確に冠さび病菌を識別しうる冬孢子冠状突起の形態を種の分類形質とし、また、さび孢子表面の疣の密度、夏孢子のおおきさ、夏孢子堆中の周辺糸状体の有無、冬孢子のおおきさ、冬孢子堆中の周辺糸状体の有無、冬孢子堆成熟時の状態の違いを種以下の分類形質として用いることにより、日本産冠さび病菌を *P. coronata* var. *coronata*, var. *erikssonii*, var. *epigejos*, var. *himalensis*, var. *avenae*, *P. brevicornis*, *P. himalensis*, *P. rangiferina* の4種4変種に整理した。

これまでの分類は、冬孢子のおおきさ(Ito, 1909; 伊藤, 1950)あるいは夏孢子世代の形態を重視した分類であったため(Cummins, 1971)、種の限界が不明確であったり、同一変種の中に冬孢子の形態において異なるものが含まれるなどし、必ずしも明確に種あるいは変種を識別することはできなかつた。本研究では、全孢子世代の形態的形質に基づき日本産冠さび病菌の分類学的検討を行い4種4変種に整理したが、この分類においては種または変種の識別が明確であり、これまでの分類と比較しより合理的なものであると考える。

冠さび病菌の最も特徴的な形態である冬孢子先端部の冠状突起については、昆虫による捕食から孢子を守る役目をするものである、という生態的に重要な形質として捉える意見もある(Savile, 1976)。これまで冬孢子の冠状突起の形態は、

特に分類形質として重視されてはいなかったが、本研究では多数の標本について比較検討した結果、形態的に異なる4つのグループに類別することができた。それらのうち特に冠状突起数が少なく最長突起が短い、冠状突起数が多い、最長突起が長いという特徴を有するグループは、他の形態的形質(成熟時の冬孢子堆の状態、冬孢子堆中の周辺糸状体の有無、冬孢子の大きさ、夏孢子堆中の周辺糸状体の有無、夏孢子の大きさ、さび孢子表面の疣の密度)との連関が認められた。また、冠状突起の形態の安定性を検討するために、同一採集地において継続的に採集された同一宿主上の標本、グロースチャンバー内で形成させた冬孢子的標本を用いて比較検討した結果、冬孢子的冠状突起は種内で安定した形態であること、また、冠状突起の形態と宿主との対応関係も示唆されることから検討し、本研究において、冬孢子的冠状突起の形態を種の分類形質として扱った。その他、冠さび病菌を分類する形質として、さび孢子表面の疣の密度、夏孢子の大きさ、夏孢子堆中の周辺糸状体の有無、冬孢子の大きさ、冬孢子堆中の周辺糸状体の有無および成熟時の冬孢子堆の状態の違いが有効であり、それらを種以下の分類形質として用いた。そして、その結果整理した日本産冠さび病菌4種4変種と他の研究者による冠さび病菌の分類を比較すると次のようになる(図17)。

伊藤(1950)は日本産冠さび病菌を9種に整理したが、その分類形質として変異の大きな冬孢子の大きさを重視したことにより、それらの種の限界が必ずしも明確ではないという問題点があった。本研究では、冬孢子の大きさについて重視し過ぎることなく、他の形態とも併せて冠さび病菌を分類整理した結果、伊藤の分類と比較し種あるいは変種の識別がより明確なものになったと考える。

本研究で種として認めた冬孢子の最長突起が短く鈍頭で突起数が少ないという形態的特徴を有する菌、冬孢子の突起数が多いという特徴を有する菌、冬孢子の突起が長く伸長するという特徴を有する菌は、原記載およびタイプ標本による夏孢子・冬孢子世代の形態比較の結果、それぞれ伊藤(1950)が報告した

P. brevicornis, *P. himalensis*, *P. rangiferina* と同一であり、その種名に従うこととした。また、冠状突起の突起数および最長突起の長さが共に中程度であることで上記の種とは異なる菌には、彼の報告した *P. coronata*, *P. epigejos*, *P. erikssonii*, *P. hierochloae*, *P. lolii*, *P. pertenuis* が含まれるが、本研究では本菌を *P. coronata* とし、さらに成熟時における冬孢子堆の状態、冬孢子堆中の周辺糸状体の有無、冬孢子の大きさ、夏孢子堆中の周辺糸状体の有無、夏孢子の大きさ、さび孢子の疣の密度の違いで類別されるものをその変種として扱った。すなわち、*P. coronata* var. *coronata* には伊藤による *P. coronata* および *P. pertenuis* を含めた。*P. coronata* var. *erikssonii* には *P. erikssonii* を、*P. coronata* var. *hierochloae* には *P. hierochloae* を含めた。また、*P. coronata* var. *epigejos* には *P. epigejos* を含め、*P. coronata* var. *avenae* には *P. lolii sensu* S. Ito (non Nielsen, 1875) を含めた。

一方、日本産冠さび病菌の分類において Hiratsuka and Kaneko(1983)および Hiratsuka et al. (1992)が取り入れている Cummins(1971)の分類は、夏孢子世代の形態を分類形質として重視しているために、それに基づき整理された同一変種の中に冬孢子の形態が異なる菌が含まれるという問題点があった。本研究においては、夏孢子世代の形態を重視し過ぎることなく、全ての孢子世代の形態について検討した上で整理することで、同一の種あるいは変種の中に形態的に異なるものは含まれず、彼の分類と比較しそれぞれの識別が明確であると考えた。

まず、Cummins による *P. coronata* var. *coronata* については、その中にさび孢子表面の疣の密度において高いものと低いものが含まれていることを認め、本研究では疣の密度が低いものを *P. coronata* var. *coronata* とし、密度の高いものを *P. coronata* var. *hierochloae* とし新設した。また、*P. coronata* var. *himalensis* については、特に冬孢子の冠状突起の形態において大きく異なる菌が含まれることを認め、本研究では、*P. brevicornis*, *P. himalensis* そして

P. coronata var. *erikssonii* を新設し区別した。また、Cummins の設けた *P. coronata* var. *rangiferina* については、すでに Hiratsuka and Kaneko (1983) が *P. rangiferina* と *P. coronata* var. *epigejos* に区別して扱っているが、本研究においてもその取り扱いが妥当であることを認めた。また、上述したとおり、本研究では *P. coronata* var. *avenae* を認め用いたが、世界の広い地域で栽培されているエンバクあるいは野生のカラスムギ属植物に寄生する冠さび病菌に関する形態学的な研究には、本変種の形態的特徴である夏孢子堆あるいは冬孢子堆中の周辺糸状体の有無が必ずしも安定した形質ではない、との見解を示している報告もあり (Gaeumann, 1959; Urban, 1966; Savile, 1984)、今後検討する余地があり、その結果に基づいた上で再度本変種の分類学的所屬については検討する必要があるものとする。

次に、Urban(1967)の分類においては、夏孢子の大きさと発芽孔数の違いを重視し、冠さび病菌を *P. coronata* var. *coronata*, var. *intermedia*, var. *avenae* に整理している。彼による var. *coronata* および var. *avenae* については、本研究における *P. coronata* var. *coronata*, var. *avenae* と形態上同一のものと判断されたが、var. *intermedia* については、夏孢子が大型、冬孢子の冠状突起が短く、先端が鈍頭、突起数も少ないという形態的特徴を有するものであり、本研究では日本産冠さび病菌には認められなかったが、そのタイプ標本についても検討する必要があると思われる。

さび孢子の表面構造については、Savile(1984)は *P. coronata* var. *avenae* のさび孢子の表面構造は Savile(1973)による Type 1、すなわち一様な細疣が表面に形成されているとしているのに対し、他のイネ科植物を宿主とする菌のさび孢子には、異なった大きさの疣が二帯に分かれている Type 2 にあたる構造を持つものが認められるとしている。カナダで採集された *P. coronata* と同定された *R. alnifolia* 上のさび孢子の表面構造を観察したところ、Savile(1973)による

Type 2 に相当する構造を有したものが認められた。日本産の本菌さび胞子については全て Type 1 にあたり Type 2 に相当するものは認めていない。今後は、外国産の冠さび病菌の精子・さび胞子世代の標本を用いて詳細な比較を行う必要があると考える。

Simons(1970)は、冠さび病菌の夏胞子・冬胞子世代宿主としてイネ科植物290種、精子・さび胞子世代宿主としてクロウメモドキ科およびグミ科植物59種をあげ、そのうちクロウメモドキ属植物が48種と最も多く、この属の植物が世界に広く分布する冠さび病菌の極めて重要な精子・さび胞子世代宿主であると考えられる。これまで日本産冠さび病菌の精子・さび胞子世代宿主としては5種のクロウメモドキ科植物が報告され(Hiratsuka et al., 1992)、夏胞子・冬胞子世代宿主としては伊藤(1950)が14種、Hiratsuka et al.(1992)は21種を報告している。本研究では冠さび病菌の精子・さび胞子世代宿主として外国産の植物を含む3種を新たに報告した。また、夏胞子・冬胞子世代宿主としては15種のイネ科植物を報告したが、それらは全てこれまで報告のある宿主であり未調査の植物も多いため、今後さらに調査する必要がある、また、シラゲガヤ(*Holcus lanatus* L.)、オオアワガエリ(*Phleum pratense* L.)、ナガハグサ(*Poa pratensis* L.)などの牧草類に寄生する冠さび病菌についても、全胞子世代について形態学的な調査を行っていく必要があると考える。

Leppik(1967)は、冠さび病菌の主要な精子・さび胞子世代宿主として、*R. cathartica*、*R. frangula*、*R. davurica* をあげており、冠さび病菌の分布域の拡大に大きく関与するものとしている。Melhus et al. (1922)、Fraser(1925)、Dietz(1926b)、Fraser and Ledingham(1933)および Leppik(1967)の報告に基づくと *R. cathartica*、*R. frangula* は中央アジアからヨーロッパおよび北アメリカに分布し、冠さび病菌の精子・さび胞子世代になっていることが知られている。また、これらの植物の分布について上原(1961)は、*R. cathartica* の分布域はヨー

ロッパ、アジアの西部および北部、北アメリカであるとし、*R. frangula* は中央アジア、ヨーロッパ全土、北アメリカ、そしてシベリア、コーカサスに分布するとしている。一方、*R. davurica* の分布域について Leppik(1967)は、アジア東部、すなわち中国の東部および東北地方、モンゴル、朝鮮半島、日本としており、大井・北川(1983)によれば、*R. davurica* の分布はダフリア、中国北部、中国東北部、朝鮮半島、モンゴル、アムール、ウスリーとしている。そして、さらに Leppik(1967)はこれらの植物の起源はユーラシア大陸の中南部にあり、冠さび病菌の起源もほぼそれに一致するものと推定している。彼の考えに基づくと、

R. cathartica、*R. frangula* はユーラシア中南部からヨーロッパ、北アメリカへと分布域を拡大し、*R. davurica* は中国、モンゴル、朝鮮、そして日本へと広がったと考えられる。また、それに伴って冠さび病菌も、その分布域を拡大していったものと考えられる。

日本産冠さび病菌については、これまでの報告と本研究における接種試験の結果とを併せると、クロウメモドキ、クロツバラ、イソノキ、クロカンバ、クマヤナギ、ヨコグラノキが日本での冠さび病菌の宿主としてあげられ、一方、外国産の *R. cathartica*、*R. tinctoria* もまた日本産冠さび病菌の精子・さび胞子世代宿主となることが接種試験の結果から明らかとなった。その中で特に、

R. davurica を母種とするクロツバラ(上原, 1961)に対して寄生性を示す冠さび病菌が数多く認められたが、その中にはヨーロッパや北アメリカにおいて冠さび病菌の重要な精子・さび胞子世代宿主の1つである *R. cathartica* に対し寄生性を持つものが認められた。この結果からも、冠さび病菌の起源を *R. cathartica*、*R. frangula*、*R. davurica* の起源とほぼ同様のユーラシア中南部とする Leppik の考えに基づくと、そこから分布を拡大してきた冠さび病菌が日本でも広く分布するようになったと考えられる。また、精子・さび胞子世代宿主として、クマヤナギ属植物は日本と中国においてのみ報告されているだけであり、グミ科植物につ

いては北アメリカでの報告があるのみである。さらに、これらのクロウメモドキ属以外の植物が報告されているのが Leppik によって推定されている冠さび病菌およびその精子・さび胞子世代宿主の分布の起源とされる地域とは地理的に離れたところであることなどから推察し、クマヤナギ属植物あるいはグミ科植物は冠さび病菌の宿主としては、歴史的に新しい植物であると考えられる。冠さび病菌の系統分類を考える上でも、これらの植物と冠さび病菌との関係はさらに詳細に調査する必要があると考える。

また、冠さび病菌 *P. coronata* あるいは *P. graminis* のように、その精子・さび胞子世代宿主がある植物に限定されているような分類群の場合、形態あるいは夏胞子・冬胞子世代における宿主が異なる菌の間での交雑が自然界で起こっているか否かを知ることは、さび菌の系統分類を考える上で極めて興味あることである。しかしながら、実際にそれに関する研究は精力的には行われておらず、今後の重要な研究課題の1つであると考ええる。

日本にも分布する *Puccinia festucae* Plow. は、冬胞子先端部に冠状突起を有する点で冠さび病菌と類似するが、冬胞子柄が長くその壁も厚く、また、スイカズラ属 (*Lonicera*) 植物を精子・さび胞子世代宿主とする種であり (Plowright, 1893; Cummins, 1971; Hiratsuka et al., 1992)、形態的にも精子・さび胞子世代の宿主においても明らかに Arthur (1934) の定義による *P. coronata* には含まれない種である。また、タツノヒゲ (*Diarrhena japonica* Franch. et Sav.) を夏胞子・冬胞子世代宿主とする *P. diarrhenae* Miyabe et Ito も冬胞子に冠状突起を有する点で冠さび病菌と類似するが、冬胞子柄が胞子と等しい長さまで達すること、夏胞子の発芽孔が赤道部に存在する点で *P. coronata* とは異なるとされているが (Ito, 1909; Cummins, 1971; Hiratsuka et al., 1992)、その精子・さび胞子世代宿主については明らかではなく、今後調査する必要があると考える。さらに、日本には分布が確認されていない *P. leptospora* Ricker、*P. addita*

H. Syd. なども冬胞子に冠状突起を有する種であるが *P. diarrhenae* と同様に精子・さび胞子世代宿主は確認されておらず明らかにする必要がある。

一方、クロウメモドキ属植物を宿主とする短世代種であり、日本には分布しない *P. mesnieriana* Thuem. も冬胞子に冠状突起を有する種であり、生活史および形成する胞子世代は異なるが系統的に *P. coronata* と関連を持つ、いわゆる

“correlated species” とされ (Cummins, 1959; Jackson, 1931)、この2種の系統的な関連性については様々な論議がなされている (Dietel, 1899; Olive, 1911; Leppik, 1959, 1967; Anikster and Wahl, 1979; Wahl et al., 1984)。

本研究では、以上に述べた *Puccinia* 属菌は明らかに Arthur の定義による *P. coronata* に含まれないため取り扱わなかったが、上述したように、その中には精子・さび胞子世代宿主が不明なものもあるため、今後それらを明らかにし、精子・さび胞子世代の形態についても比較検討した上で、*P. coronata* との関係について検討を行う必要があるものと考ええる。

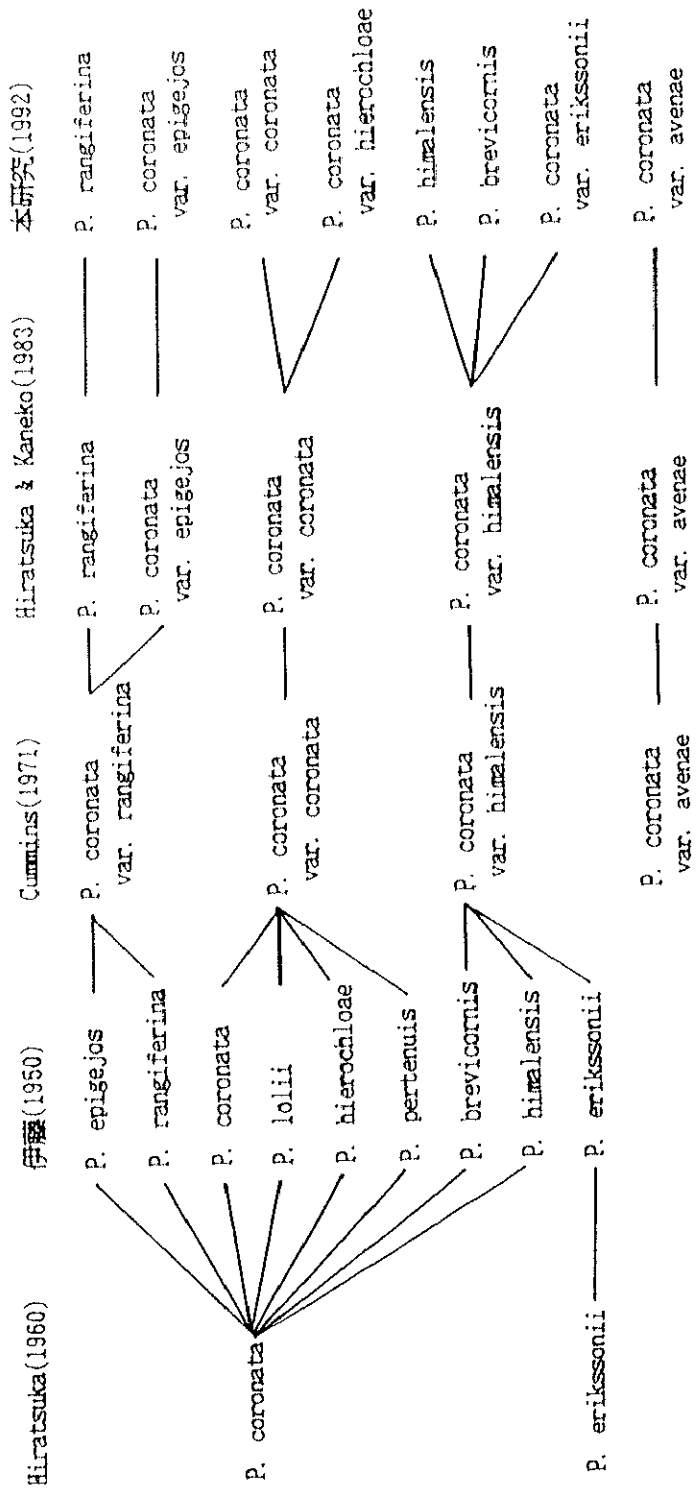


図17. 日本産冠さび病菌 *Puccinia coronata* complex の分類